昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, March 2018, 61(3): 385 – 390 doi:10.16380/j.kcxb.2018.03.013

昆虫精氨酸激酶研究进展

郑雅楠*, 刘佩旋, 时 勇, 范立淳

(沈阳农业大学林学院, 沈阳 110866)

摘要: 精氨酸激酶是磷酸原激酶的一种,广泛分布于无脊椎动物组织内。在长期的进化过程中,不同昆虫精氨酸激酶在空间结构上出现了一定的分化,同时其氨基酸序列又具有高度的保守性。在功能上,精氨酸激酶主要参与能量代谢,而且可以维持昆虫和其他无脊椎动物正常的生命活动。此外,随着研究的深入,发现精氨酸激酶还具有参与自身免疫和麻痹寄主昆虫的作用。本文主要对昆虫精氨酸激酶的分布、结构和功能三个方面的研究进展予以综述。

关键词: 昆虫; 精氨酸激酶; 分布; 结构; 功能

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2018)03-0385-06

Advances in the research of arginine kinase in insects

ZHENG Ya-Nan*, LIU Pei-Xuan, SHI Yong, FAN Li-Chun (College of Forestry, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: As one kind of phosphagen kinases, arginine kinase is widely distributed in various tissues of invertebrates. In the long-term evolutionary process, the spatial structures of arginine kinases of different insects have differentiated. However, their amino acid sequences are highly conserved. Functionally, arginine kinases are primarily involved in energy metabolism and maintain the normal life activity in insects and other invertebrates. In addition, with the development of modern scientific techniques, more and more studies show that arginine kinase also plays an important role in autoimmunity and paralysis of host insects. In this article, the distribution, structure and functions of arginine kinases in insects were reviewed.

Key words: Insect; arginine kinase; distribution; structure; function

精氨酸激酶(arginine kinase, AK)是磷酸原激酶的一种,广泛分布在无脊椎动物体内,其实质是催化精氨酸与 ATP 之间的转磷酰基反应,主要参与肌肉收缩和细胞能量转换,这与脊椎动物体内的肌酸激酶的功能相似(Ellington, 2001)。目前,已在膜翅目、鳞翅目、鞘翅目、直翅目、双翅目和蜚蠊目等昆虫中发现精氨酸激酶(朱家颖, 2009; Werr and Cramer, 2009; 闫浩等, 2011; 王磊, 2012),众多研究表明,精氨酸激酶仅存在于无脊椎动物体内,且是昆虫体内唯一能够形成有效 ATP 的磷酰基供体,这意味着昆虫体内能量代谢途径不同于脊椎动物(Tanaka *et al.*, 2007; 张元臣等, 2013)。现已有研究者对昆虫精氨酸激酶的基因结构、分子克隆、表达纯化进行了系统的研究,对昆虫精氨酸激酶功能的研究发现,除参与能量转化和生长发育外,精氨酸激酶还具有维持自身免疫、麻痹寄主昆虫的功能(Zhu *et al.*, 2010; 张元臣等, 2013; Liu *et al.*, 2015; 张楠等, 2017),但目前对于昆虫精氨酸激酶功能的研究相对较少。对精氨酸激酶结构和功能进行研究,能够更好地揭示精氨酸激酶在昆虫体内的调节规律,为后续的研究提供理论依据,本文对国内外昆虫精氨酸激酶的研究进行了综述。

基金项目: 辽宁省高等学校杰出青年学者成长计划(LJQ2014074); 沈阳市国家级科技思想库决策咨询课题(Sxk-201471P)
作者简介: 郑雅楠, 女, 1980 年 8 月生, 天津人, 博士, 副教授, 研究方向为害虫生物防治, E-mail: rockyya@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: rockyya@163.com
收稿日期 Received: 2017-11-03; 接受日期 Accepted: 2018-01-05

1 昆虫精氨酸激酶的分布与结构

1.1 昆虫精氨酸激酶的分布

精氨酸激酶虽广泛存在于无脊椎动物体内,但昆虫精氨酸激酶的研究较少,目前仅对少数昆虫的精氨酸激酶进行了研究。最早在 1971 年从西方蜜蜂 *Apis mellifera* 中纯化得到精氨酸激酶蛋白结晶(Carlson *et al*., 1971),这一发现带动了昆虫精氨酸激酶的研究。随后在沙漠蝗 *Schistocerca gregaria*(Chamberlin and Philips, 1983; Chamberlin, 1987)、黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*(James and Collier, 1990)、烟草天蛾 *Manduca sexta*(Rosenthal *et al*., 1977)、意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica*(Al-Lawati and Bienefeld, 2009)、家蝇 *Musca domestica*(于雪等, 2015)体内也纯化到了较高含量具有活性的精氨酸激酶(Rockstein and Kumar, 1972; Wallimann and Eppenberger, 1973; James and Collier, 1990)。近年来研究表明,寄生性昆虫蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum*(朱家颖, 2009; 王磊, 2012)、丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*(Werren *et al*., 2010)和白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea*(辛蓓, 2016; Xin *et al*., 2017)毒液中均存在精氨酸激酶。

这些已报道昆虫中发现的精氨酸激酶,其分布的部位也有所不同。如家蚕 *Bombyx mori* 幼虫的不同组织器官中均存在精氨酸激酶,其中腹足、中肠、马氏管和脂肪体中该酶含量较高(Kang *et al*., 2011),在红火蚁 *Solenopsis invicta* 的头、胸、腹组织中也均发现高含量的精氨酸激酶(Wang *et al*., 2009)。昆虫的组织器官中存在较高含量的精氨酸激酶,说明该酶参与昆虫体内的能量转换。表 1 列出了目前已知的精氨酸激酶在昆虫体内的分布。

表 1 昆虫体内精氨酸激酶的分布

Table 1 Reported tissue distribution of arginine kinases in insects

种名 Species	分布部位 Distribution sites	参考文献 References
烟草天蛾 *Manduca sexta*	肌肉 Muscles, 中肠 Midgut	Rosenthal *et al*., 1977
沙漠蝗 *Schistocerca gregaria*	后肠 Hindgut	Chamberlin and Philips, 1983
东亚飞蝗 *Locusta migratoria*	飞行肌 Flight muscle	Schneider *et al*., 1989
黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	骨骼肌 Skeletal muscle, 肠 Gut, 消化道 Digestive tract	James and Collier, 1990
意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica*	精液 Sperm, 卵巢 Ovary, 触角 Antennae	Al-Lawati and Bienefeld, 2009
红火蚁 *Solenopsis invicta*	头 Head, 胸 Thorax, 腹 Abdomen	Wang *et al*., 2009
蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum*	卵巢 Ovary, 毒液 Venom	Zhu *et al*., 2010
丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*	毒液 Venom	Werren *et al*., 2010
家蚕 *Bombyx mori*	腹足 Abdominal leg, 脂肪体 Fat body, 马氏管 Malpighian tubules, 中肠 Midgut	Kang *et al*., 2011
烟夜蛾 *Helicoverpa assulta*	头 Head, 中肠 Midgut, 脂肪体 Fat body, 体壁 Cuticle, 腹足 Abdominal leg	张元臣等, 2013
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	中肠 Midgut	Qi *et al*., 2015
小菜蛾 *Plutella xylostella*	中肠 Midgut	刘肖萍, 2016
白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea*	毒液 Venom	辛蓓, 2016; Xin *et al*., 2017

1.2 昆虫精氨酸激酶的氨基酸序列

近年来对精氨酸激酶空间结构的研究较少,主要集中于基因编码氨基酸序列的研究。基因决定着氨基酸序列,氨基酸序列决定着蛋白的空间构型,分析精氨酸激酶基因编码氨基酸序列和表达特征,能够明确酶的活性中心,为后续的研究提供依据。迄今为止,已对南美沙漠蝗 *Schistocerca americana*(Wang *et al*., 1998)、东亚飞蝗 *Locusta migratoria*(Wu *et al*., 2007)、美洲大蠊 *Periplaneta americana*(陈家杰等, 2008)、红火蚁 *S. invicta*(Wang *et al*., 2009)、意大利蜜蜂 *A. mellifera ligustica*(Al-Lawati and Bienefeld, 2009)、蝶蛹金小蜂 *P. puparum*(Zhu *et al*., 2010)、丽蝇蛹集金小蜂 *N. Vitripennis*(Werren *et al*., 2010)、家蚕 *B. mori*(Kang *et al*., 2011)、小菜蛾 *Plutella xylostella*(徐秀凤, 2012)、家蝇 *M. domestica*(于雪等, 2015)、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*(赵洁等, 2016)精氨酸激酶的基因序列进行了研究,同时也进行了体外克隆及表达纯化。

通过分析精氨酸激酶氨基酸序列发现,在长期的进化过程中,精氨酸激酶一直保持着高度的保守序列,在不同种类的昆虫间,精氨酸激酶的氨基酸序列也具有较高的同源性。如对烟夜蛾 *H. assulta*

HassAK 氨基酸序列分析中发现，HassAK 与其他昆虫精氨酸激酶的氨基酸序列一致性高达 70%（张元臣，2013）。然而，不同基因型的精氨酸激酶所编码的氨基酸残基存在较大差异，其作用底物也不相同（Voncken *et al.*，2013）。如印度光缨虫 *Sabellastarte indica* 基因组中存在两种不同的精氨酸激酶，其中一种底物是 L-精氨酸和 D-精氨酸，另一种底物则是精氨酸和脒基牛磺酸（Uda and Suzuki，2007）。

1.3　昆虫精氨酸激酶的空间结构

不同昆虫中发现的精氨酸激酶在空间结构上存在较大的差异，这是由于昆虫在进化过程中，体内精氨酸激酶的氨基酸残基数目发生了变化（潘继承，2004）。单亚基的精氨酸激酶约由 360 个氨基酸残基组成，还有些精氨酸激酶存在两个或多个亚基。该酶的分子量与其含有的亚基数量呈一定的正相关，如单亚基精氨酸激酶分子量约为 40 kD（赵洁等，2016），双亚基精氨酸激酶分子量为 84 kD（Suzuki *et al.*，2000），四亚基精氨酸激酶分子量为 150～160 kD（Robin *et al.*，1969；Li *et al.*，2006）。

此外，这些不同分子量的精氨酸激酶在空间结构上存在一定的差异。一般来说，精氨酸激酶具有两个结构域，即含有一个 α-螺旋的 N 端结构域，一个与谷氨酸合成酶 C 端结构域相似的 C 端结构域，研究发现，精氨酸激酶的活性部位在 C 端（Zhou *et al.*，1998）。此外，C 端结构域是由两个小结构体组成，在这两个小的结构体中间结合着过渡态类似物（图 1：A），这一现象与兔肌肌酸激酶的结构类似（Zou，1989）。而在家蚕 *B. mori* 体内精氨酸激酶 N 端结构域由 6 个短的 α-螺旋组成，C 端结构域由多个 α-螺旋和 β 折叠结构组成（图 1：B），这与常见的精氨酸激酶结构域末端的 α-螺旋和 β 折叠的数目存在一定的差异（何华伟等，2017）。

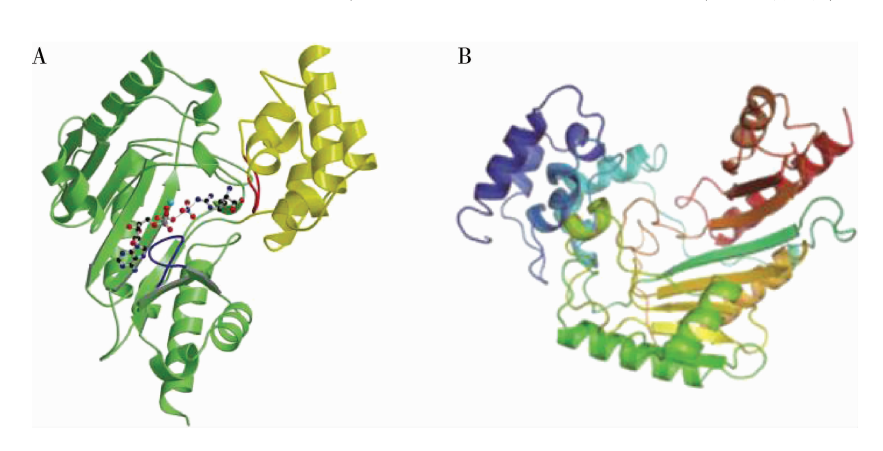


图 1　美洲鲎（A）和家蚕（B）精氨酸激酶的不同空间结构（Zhou *et al.*，1998；何华伟等，2017）

Fig. 1　Different spatial structure of arginine kinases of *Limulus polyphemus* （A） and *Bombyx mori* （B）（Zhou *et al.*，1998；He *et al.*，2017）

2　昆虫精氨酸激酶的功能

不同基因型的精氨酸激酶能够编码不同的氨基酸残基，使精氨酸激酶在空间构型和主要功能方面产生差异，因此，明确精氨酸激酶结构能够更好地了解精氨酸激酶的功能。众多研究表明，精氨酸激酶广泛分布在昆虫的各个组织器官中，是昆虫维持自身能量代谢和生命活动的重要蛋白，此外精氨酸激酶还参与昆虫的免疫反应以及麻痹寄主昆虫的过程。

2.1　参与昆虫能量代谢

精氨酸激酶主要参与昆虫的能量代谢，调控无脊椎动物不同发育阶段和组织中的能量，在能量消耗或波动较大的组织和发育阶段，能够发现大量的精氨酸激酶。精氨酸激酶能够将线粒体产生的 ATP 传送到消耗大量能量的组织或发育阶段，进而维持无脊椎动物体内的能量平衡。

在昆虫体内，磷酸精氨酸是唯一有效形成 ATP 的磷酰基供体，在代谢旺盛和能量需求较大的器官或组织中，精氨酸激酶的含量较高。通过对比烟夜蛾 *H. assulta* 幼虫头部、表皮、脂肪体、中肠和腹足中精氨酸激酶的含量，发现腹足和中肠精氨酸激酶含量明显高于其他组织，在家蚕 *B. mori* 腹足和中肠中检测到精氨酸激酶含量也明显高于其他组织，这是因为腹足是运动器官，中肠则参与食物消化，二者对能量的需求均较高（Wang and Xu，2006；张元臣等，2013）。在东亚飞蝗 *L. migratoria* 运动和静

止的过程中,腿肌内的精氨酸激酶含量发生显著的变化,而精氨酸激酶正是催化磷酸精氨酸转化为 ATP 所必需的,因此推测其参与能量代谢(Schneider *et al.*, 1989)。

2.2 维持昆虫生长发育

精氨酸激酶不仅参与昆虫的能量代谢,同时也是维持昆虫生长发育所必需的。在昆虫发育的不同时期,其体内的精氨酸激酶含量存在明显变化。测定不同龄期烟夜蛾 *H. assulta* 体内精氨酸激酶含量的变化,发现在预蛹期精氨酸激酶含量显著高于其他龄期,这一现象与黑腹果蝇 *D. melanogaster* 的研究结果一致,说明精氨酸激酶在昆虫生长发育过程中起着不可或缺的作用(James and Collier, 1990)。此外,在红尾肉蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 滞育蛹初期检测到高含量的精氨酸激酶,滞育 5 d 后含量明显下降,滞育 25 d 完全消失,这是由于昆虫蛹滞育期间必须储存大量的营养物质,以保证虫体顺利渡过蛹期滞育,精氨酸激酶在此过程中起到了提供能量,维持蛹期正常发育的作用(Lu and Xu, 2010; Pavlides *et al.*, 2011)。还有研究发现,通过构建双链 RNA 载体,采用 RNA 干扰(RNAi)技术沉默棉铃虫 *H. armigera* 精氨酸激酶基因的表达,发现幼虫死亡率大幅度增加(Qi *et al.*, 2015);运用转基因技术将外源或内源双链 RNA(double strand RNA, dsRNA)基因转入植物体内,用转基因植物饲喂棉铃虫 *H. armigera*,发现棉铃虫 *H. armigera* 幼虫大量死亡,检测幼虫体内精氨酸激酶的转录水平较低,进一步证实精氨酸激酶影响幼虫的生长发育(Liu *et al.*, 2015)。利用该技术防治家蝇 *M. domestica*,发现其生长发育受到影响,死亡率升高,说明精氨酸激酶在家蝇 *M. domestica* 生长发育过程中的重要作用(于雪等, 2015)。

2.3 参与免疫反应与麻痹寄主

精氨酸激酶不仅仅参与昆虫能量代谢和生长发育,还参与昆虫的免疫反应,又能够麻痹寄主,利于自身的生存。如家蚕 *B. mori* 抗病幼虫和易感幼虫体内均发现精氨酸激酶,且抗病幼虫体内精氨酸激酶含量明显高于易感幼虫(Kang *et al.*, 2011),这说明精氨酸激酶参与了家蚕 *B. mori* 幼虫的免疫反应。此外,在寄生性昆虫蝶蛹金小蜂 *P. puparum*、丽蝇蛹集金小蜂 *N. vitripennis* 和白蛾周氏啮小蜂 *C. cunea* 毒液中均发现精氨酸激酶,经推测其具有麻痹寄主的作用,还需进一步进行验证(Zhu *et al.*, 2010; Werren *et al.*, 2010; 王磊, 2012; 辛蓓, 2016; Xin *et al.*, 2017)。目前,对精氨酸激酶参与免疫反应和麻痹寄主功能的报道相对较少,对这一功能还需进行深入探索。

3 小结与展望

精氨酸激酶主要参与无脊椎动物体内的能量转换,作为昆虫能量代谢、生长发育的重要蛋白,是昆虫生长过程中必不可少的。此外,精氨酸激酶能够参与昆虫的免疫反应,在寄生性昆虫中,精氨酸激酶还具有麻痹寄主的作用,因此,对昆虫精氨酸激酶的研究是非常必要的。目前,已经明确东亚飞蝗 *L. migratoria*(Schneider *et al.*, 1989)、家蚕 *B. mori*(Wang and Xu, 2006)、美洲大蠊 *P. americana*(陈家杰等, 2008)、褐飞虱 *Nilaparvata lugens*(王欣茹, 2012)、烟夜蛾 *H. assulta*(张元臣等, 2013)、家蝇 *M. domestica*(于雪等, 2015)等多种昆虫精氨酸激酶的结构,并将它们在体外进行克隆。

尽管已对昆虫精氨酸激酶参与能量代谢维持生长发育的功能进行了研究,如东亚飞蝗 *L. migratoria*(Schneider *et al.*, 1989)、黑腹果蝇 *D. melanogaster*(James and Collier, 1990)、家蚕 *B. mori*(Kang *et al.*, 2011)、红尾肉蝇 *S. crassipalpis*(Pavlides *et al.*, 2011)、烟夜蛾 *H. assulta*(张元臣等, 2013)体内精氨酸激酶的功能已有了初步的报道,对于精氨酸激酶参与的免疫反应以及麻痹寄主的功能的研究还相对薄弱。

未来对昆虫精氨酸激酶功能可以进行以下几方面的研究:(1)同一昆虫不同组织中精氨酸激酶的功能是否一致?(2)在长期的进化过程中,具有不同功能的精氨酸激酶,在结构上是否还具有同源性?(3)具有麻痹作用的精氨酸激酶结构是否不同于一般结构?(4)近年来常利用基因敲除防治害虫,如果敲除害虫的精氨酸激酶基因能否提高害虫防治效果?(5)精氨酸激酶是如何调控昆虫的免疫反应?(6)精氨酸激酶参与麻痹作用的具体方式是什么?是作用于细胞还是作用于体液?作用机制是什么?

目前,利用精氨酸激酶参与昆虫能量代谢这一功能,已经研发出表达精氨酸激酶的 dsRNA 工程菌(于雪等, 2015),通过喷施这种工程菌,干扰害虫体内的精氨酸激酶表达,从而抑制害虫体内的能量转化,有效杀死害虫。今后还有望开发精氨酸激酶的其他功能,根据其不同功能的特点,更好地利用它们来控制害虫的发生发展。

参考文献（References）

Al-Lawati H, Bienefeld K, 2009. Characteristics of the spermathecal contents of old and young honeybee queens. *J. Insect Physiol.*, 55(2): 117 – 122.

Carlson CW, Fink SC, Brosemer RW, 1971. Crystallization of glycerol 3-phosphate dehydrogenase, triosephosphate dehydrogenase, arginine kinase, and cytochrome c from a single extract of honeybees. *Arch. Biochem. Biophys.*, 144(1): 107 – 114.

Chamberlin ME, 1987. Enzyme activities and mitochondrial substrate oxidation in tobacco hornworm midgut. *J. Comp. Physiol. B*, 157(5): 643 – 649.

Chamberlin ME, Phillips JE, 1983. Oxidative metabolism in the locust rectum. *J. Comp. Physiol. B*, 151(2): 191 – 198.

Chen JJ, Xia LX, Liu ZG, Liu W, Ji KM, 2008. Cloning, expression and purification of allergen arginine kinase from *Periplaneta americana* and its allergic activity. *Chin. J. Parasitol. Parasit. Dis.*, 26(5): 356 – 360. [陈家杰，夏立新，刘志刚，刘雯，吉坤美，2008. 美洲大蠊精氨酸激酶基因的克隆、表达及变应原活性测定. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志，26(5): 356 – 360]

Ellington WR, 2001. Evolution and physiological roles of phosphagen systems. *Annu. Rev. Physiol.*, 63: 289 – 325.

He HW, Wang YJ, Zhao MJ, Wei SG, Zhao P, Jiang WC, Liu LN, Zhao P, 2017. Prokaryotic expression, purification and characterization of arginine kinase of *Bombyx mori*. *Chin. J. Biotechnol.*, 33(7): 1109 – 1123. [何华伟，王叶菁，赵敏健，位曙光，赵朋，蒋文超，刘莉娜，赵萍，2017. 家蚕精氨酸激酶原核表达纯化、结构与活性分析. 生物工程学报，33(7): 1109 – 1123]

James JM, Collier GE, 1990. Hormonally regulated expression of arginine kinase in *Drosophila melanogaster*. *Roux's Arch. Dev. Biol.*, 198(8): 474 – 478.

Kang L, Shi H, Liu X, Zhang C, Yao Q, Wang Y, Chang C, Shi J, Cao J, Kong J, Chen K, 2011. Arginine kinase is highly expressed in a resistant strain of silkworm (*Bombyx mori*, Lepidoptera): implication of its role in resistance to *Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.*, 158(3): 230 – 234.

Li M, Wang XY, Bai JG, 2006. Purification and characterization of arginine kinase from locust. *Protein Pept. Lett.*, 13(4): 405 – 410.

Liu F, Wang XD, Zhao YY, Li YJ, Sun J, 2015. Silencing the HaAK gene by transgenic plant-mediated RNAi impairs larval growth of *Helicoverpa armigera*. *Int. J. Biol. Sci.*, 11(1): 67 – 74.

Lu YX, Xu WH, 2010. Proteomic and phosphoproteomic analysis at diapause initiation in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *J. Proteome Res.*, 9(10): 5053 – 5064.

Pan JC, 2004. Studies on the Refolding and Part Structure of Arginine Kinase. PhD Dissertation, Tsinghua University, Beijing. 1 – 7. [潘继承，2004. 精氨酸激酶的折叠及其部分结构的研究. 北京：清华大学博士学位论文. 1 – 7]

Pavlides SC, Pavlides SA, Tammariello SP, 2011. Proteomic and phosphoproteomic profiling during diapause entrance in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *J. Insect Physiol.*, 57(5): 635 – 644.

Qi XL, Su XF, Lu GQ, Liu CX, Liang GM, Cheng GM, 2015. The effect of silencing arginine kinase by RNAi on the larval development of *Helicoverpa armigera*. *Bull. Entomol. Res.*, 105(5): 555 – 565.

Robin Y, Klotz C, Thoai NV, 1969. On a new form of ATP: arginine phosphotransferase, with a molecular weight of 160,000. *Biochim. Biophys. Acta*, 171(2): 355 – 357.

Rockstein M, Kumar SS, 1972. Arginine kinase from the housefly, *Musca domestica*: purification and properties. *Insect Biochem.*, 2(7): 344 – 352.

Rosenthal GA, Dahlman DL, Robinson GW, 1977. L-Arginine kinase from tobacco hornworm, *Manduca sexta* (L.). Purification, properties, and interaction with L-canavanine. *J. Biol. Chem.*, 252(11): 3679 – 3683.

Schneider A, Wiesner RJ, Grieshaber MK, 1989. On the role of arginine kinase in insect flight muscle. *Insect Biochem.*, 19(5): 471 – 480.

Suzuki T, Yamamoto Y, Umekawa M, 2000. *Stichopus japonicus* arginine kinase: gene structure and unique substrate recognition system. *Biochem. J.*, 351(3): 579 – 585.

Uda K, Suzuki T, 2007. A novel arginine kinase with substrate specificity towards D-arginine. *Protein J.*, 26(5): 281 – 291.

Voncken F, Gao F, Wadforth C, Harley M, Colasante C, 2013. The phosphoarginine energy-buffering system of *Trypanosoma brucei* involves multiple arginine kinase isoforms with different subcellular locations. *PLoS ONE*, 8(6): 1 – 13.

Wallimann T, Eppenberger HM, 1973. Properties of arginine kinase from *Drosophila melanogaster*. *Eur. J. Biochem.*, 38(1): 180 – 184.

Wang H, Xu Y, 2006. cDNA cloning, genomic structure and expression of arginine kinase gene from *Bombyx mori* (L.). *Sci. Agric. Sin.*, 39(11): 2354 – 2361.

Wang H, Zhang L, Zhang L, Lin Q, Liu N, 2009. Arginine kinase: differentiation of gene expression and protein activity in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Gene*, 430(1 – 2): 38 – 43.

Wang L, 2012. Analysis of Venom Proteomics and Four Venom Protein Physiological Functions in *Pteromalus puparum*. PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. 96 – 109. [王磊，2012. 蝶蛹金小蜂毒液蛋白质组与四个毒液蛋白生理功能的分析. 杭州：浙江大学博士学位论文. 96 – 109]

Wang XR, 2012. Cloning of Arginine Kinase Gene of *Nilaparvata lugens* and Construction and Transformation of Its RNAi Vector. MSc Thesis, Huazhong Agricultural University, Wuhan. 4 – 29. [王欣茹，2012. 褐飞虱精氨酸激酶基因的克隆及其 RNAi 载体的构建和转化. 武汉：华中农业大学硕士学位论文. 4 – 29]

Wang YE, Esbensen P, Bentley D, 1998. Arginine kinase expression and localization in growth cone migration. *J. Neurosci.*, 18(3): 987 – 998.

Werr M, Cramer JT, 2009. Identification and characterization of two arginine kinases from the parasitic insect *Ctenocephalides felis*. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 39(9): 634 – 645.

Werren JH, Richards S, Desjardins CA, Niehuis O, Gadau J, Colbourne JK, Nasonia Genome Working Group, Werren JH, Richards S,

Desjardins CA, Niehuis O, Gadau J, Colbourne JK, Beukeboom LW, Desplan C, Elsik CG, Grimmelikhuijzen CJ, Kitts P, Lynch JA, Murphy T, Oliveira DC, Smith CD, van de Zande L, Worley KC, Zdobnov EM, Aerts M, Albert S, Anaya VH, Anzola JM, Barchuk AR, Behura SK, Bera AN, Berenbaum MR, Bertossa RC, Bitondi MM, Bordenstein SR, Bork P, Bornberg-Bauer E, Brunain M, Cazzamali G, Chaboub L, Chacko J, Chavez D, Childers CP, Choi JH, Clark ME, Claudianos C, Clinton RA, Cree AG, Cristino AS, Dang PM, Darby AC, de Graaf DC, Devreese B, Dinh HH, Edwards R, Elango N, Elhaik E, Ermolaeva O, Evans JD, Foret S, Fowler GR, Gerlach D, Gibson JD, Gilbert DG, Graur D, Gründer S, Hagen DE, Han Y, Hauser F, Hultmark D, Hunter HC 4th, Hurst GD, Jhangian SN, Jiang H, Johnson RM, Jones AK, Junier T, Kadowaki T, Kamping A, Kapustin Y, Kechavarzi B, Kim J, Kim J, Kiryutin B, Koevoets T, Kovar CL, Kriventseva EV, Kucharski R, Lee H, Lee SL, Lees K, Lewis LR, Loehlin DW, Logsdon JM Jr, Lopez JA, Lozado RJ, Maglott D, Maleszka R, Mayampurath A, Mazur DJ, McClure MA, Moore AD, Morgan MB, Muller J, Munoz-Torres MC, Muzny DM, Nazareth LV, Neupert S, Nguyen NB, Nunes FM, Oakeshott JG, Okwuonu GO, Pannebakker BA, Pejaver VR, Peng Z, Pratt SC, Predel R, Pu LL, Ranson H, Raychoudhury R, Rechtsteiner A, Reese JT, Reid JG, Riddle M, Robertson HM, Romero-Severson J, Rosenberg M, Sackton TB, Sattelle DB, Schlüns H, Schmitt T, Schneider M, Schüler A, Schurko AM, Shuker DM, Simões ZL, Sinha S, Smith Z, Solovyev V, Souvorov A, Springauf A, Stafflinger E, Stage DE, Stanke M, Tanaka Y, Telschow A, Trent C, Vattathil S, Verhulst EC, Viljakainen L, Wanner KW, Waterhouse RM, Whitfield JB, Wilkes TE, Williamson M, Willis JH, Wolschin F, Wyder S, Yamada T, Yi SV, Zecher CN, Zhang L, Gibbs RA, 2010. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species. *Science*, 327(5963): 343–348.

Wu QY, Li F, Zhu WJ, Wang XY, 2007. Cloning, expression, purification, and characterization of arginine kinase from *Locusta migratoria manilensis*. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.*, 148(4): 355–362.

Xin B, 2016. Venom Apparatus and Component and Partial Physiological Function of *Chouioia cunea* Yang's Venom. MSc Thesis, Shenyang Agricultural University, Shenyang. 37–45. [辛蓓, 2016. 白蛾周氏啮小蜂毒器官结构和毒液组分及部分生理功能. 沈阳: 沈阳农业大学硕士学位论文. 37–45]

Xin B, Liu P, Xu X, Zhang S, Zheng Y, 2017. Identification of venom proteins of the indigenous endoparasitoid *Chouioia cunea* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Econ. Entomol.*, 110(5): 1–9.

Xu XF, 2012. Recombinant *Escherichia coli* Expressing dsRNA of Arginine Kinase Gene of *Plutella xylostella* and Its RNA-interference Effect. MSc Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. 4–10. [徐秀凤, 2012. 小菜蛾精氨酸激酶基因dsRNA在大肠杆菌中的表达及其效应. 福州: 福建农林大学硕士学位论文. 4–10]

Yan H, Xia LX, Chen JJ, Liu J, Deng ZQ, Yi HT, Liu XP, 2011. Cloning, expression and purification of arginine kinase from *Blattella germanica* and its immune activity. *Chin. J. Parasitol. Parasit. Dis.*, 29(3): 191–194. [闫浩, 夏立新, 陈家杰, 刘娇, 邓志琼, 易海涛, 刘小平, 2011. 德国小蠊精氨酸激酶基因的克隆、表达及免疫活性测定. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 29(3): 191–194]

Yu X, Cao XR, Gao YF, Tang T, Liu FS, 2015. Cloning of arginine kinase gene from the housefly *Musca domestica* and its application in pest control. *J. Hebei Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 35(1): 70–75. [于雪, 曹新茹, 高一夫, 唐婷, 柳峰松, 2015. 家蝇精氨酸激酶基因克隆及其在害虫防治上的应用. 河北大学学报(自然科学版), 35(1): 70–75]

Zhang N, Xu BB, Wang JJ, 2017. Advances in arginine kinase gene. *J. Environ. Entomol.*, 39(3): 730–734. [张楠, 徐贝贝, 王建军, 2017. 精氨酸激酶基因研究进展. 环境昆虫学报, 39(3): 730–734]

Zhang YC, An SH, Yuan GH, 2013. Advances in research on arginine kinase in insects. *J. Appl. Entomol.*, 50(2): 533–538. [张元臣, 安世恒, 原国辉, 2013. 昆虫精氨酸激酶的研究进展. 应用昆虫学报, 50(2): 533–538]

Zhao J, Cheng TT, Huang LN, 2016. Expression profile of arginine kinase (AK) from cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*). *J. Agric. Biotechnol.*, 24(3): 397–405. [赵洁, 程婷婷, 黄丽娜, 2016. 棉铃虫精氨酸激酶(AK)的表达规律. 农业生物技术学报, 24(3): 397–405]

Zhou G, Somasundaram T, Blanc E, Parthasarathy G, Ellington WR, Chapman MS, 1998. Transition state structure of arginine kinase: implications for catalysis of bimolecular reactions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95(15): 8449–8454.

Zhu JY, 2009. Molecular Characterization of Venom from *Pteromalus puparum* and Molecular Mechanism of This Parasitoid Manipulation to Its Host. PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. 35–157. [朱家颖, 2009. 蝶蛹金小蜂毒液分子特性及其调控寄主分子机理的研究. 杭州: 浙江大学博士学位论文. 35–157]

Zhu JY, Fang Q, Wang L, Hu C, Ye GY, 2010. Proteomic analysis of the venom from the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Arch. Insect Biochem.*, 75(1): 28–44.

Zou C, 1989. Conformational flexibility of enzyme active sites. *Chin. Sci. Bull.*, 262(10): 793–799.

(责任编辑: 赵利辉)